

种子重量与海拔的相关性分析*

杜 燕, 何华杰, 张志峰, 杨娅娟, 李涟漪, 杨湘云**

(中国科学院昆明植物研究所种质资源库, 云南 昆明 650201)

摘要: 种子重量与海拔的关系是植物生态学中重要而尚存争议的问题。本文对中国 123 科 853 种 2 879 份野生植物种子的重量在海拔上的变化特点以及二者之间的相互关系进行了深入研究, 结果显示: 种子重量总体上与海拔呈负相关, 种子重量级别多样性和生活型多样性随海拔上升呈阶梯状下降。但 7 级种子中, 只有 10^0 级种子的重量与海拔呈负相关; 7 种生活型中, 只有灌木和匍匐草本的种子重量与海拔呈负相关; 在种水平上, 只有 8.2% 的物种种子重量与海拔存在相关性。本研究揭示了我国种子重量与海拔之间的复杂关系, 以及遗传和环境对种子重量的影响, 对植物育种、森林管理以及入侵植物的防治具有一定指导意义。

关键词: 种子重量; 级别; 海拔梯度; 相关性

中图分类号: Q 948.114

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2014)01-109-07

Correlation of Seed Mass with Elevation

DU Yan, HE Hua-Jie, ZHANG Zhi-Feng, YANG Ya-Juan,

LI Lian-Yi, YANG Xiang-Yun**

(Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

Abstract: The correlation between seed mass and elevation is an important and controversial topic in ecology. We examined seed mass and elevation distributions of 2 879 seed collections belonging to 853 plant species and 123 families in China, to determine if seed mass was correlated with elevation. Our results showed that, in general, seed mass was negatively correlated with elevation, with magnitude of seed mass and life-forms decreasing significantly with increasing elevation. However, among all seven magnitude orders of seed mass, 10^0 was the only one that was negatively correlated with elevation. Moreover, among all seven life forms investigated, only the seed masses of shrubs and creeping herbs were negatively correlated with elevation, while at the species level, only 8.2% of species showed a significant correlation. Our results indicate that associations between seed mass and elevation in Chinese species are most likely affected by a complex of factors. Thus, variation in seed mass is likely to be affected by both species genetic variation and environment conditions, and this should be borne in mind with regard to agricultural and forestry practices, as well as land management and monitoring of invasive species.

Key words: Seed mass; Magnitude orders; Elevation gradient; Correlation

种子重量 (大小) 是植物种群生态学中的一个关键特征 (Westoby 等, 1992), 它与植物的生活史策略 (Grime 等, 1988)、生活型 (Leishman 和 Westoby, 1994a, b; Grubb 等, 2005)、种子的散布方式和能力 (Moles 等, 2004; Morse 和

Sehmitt, 1985; Venable 和 Brown, 1988)、土壤库中种子的数量 (Guo 等, 1999)、动物的捕食行为 (Bate 等, 1998; Hofmann 等, 1995; Kollmann 等, 1998)、幼苗萌发的策略和方式, 以及幼苗在定植过程中的抗逆性和竞争能力 (David 和 Peter,

* 基金项目: 科技基础性工作专项重点项目 (2007FY110100) 和国家大科学工程项目 (2009-LSFGBOWS-01)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yxy@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2013-03-22, 2013-05-16 接受发表

作者简介: 杜 燕 (1974-) 女, 硕士, 高级工程师。主要从事植物种子保藏学和种子生物学研究。E-mail: duyan@mail.kib.ac.cn

2003)等有着密切联系,它可使植物获得最佳的繁殖和存活效益,以及最大的适合度,决定着植物的生态位。自1942年Salisbury出版了有关种子的著作后(Salisbury, 1942),近几十年来种子重量(大小)的研究一直受到人们的重视。

尽管化石记录显示古老植物种子较小(Hallie和Sims, 2011),但经过3.6亿年的进化,现今植物种子大小呈现出了极大的多样性。世界上最大的海椰子(*Lodoicea maldivica*)种子重达 10^4 g,而最小的斑叶兰(*Goodyera schlehtendaliana*)种子只有约 10^{-7} g(Westoby等, 1992; Leishman等, 1995; Moles等, 2007),差距达11级。

海拔是影响种子重量和物种多样性格局的重要因子。相对于经纬度,海拔上的温度变化更为剧烈,海拔每升高1000m,温度就将下降 6°C 。因此种子重量与海拔的关系一直是生态学家们研究的重点之一。但至今种子重量(大小)与海拔的关系仍存在争议。Baker(1972)对加利福尼亚山植物进行研究后认为:随着海拔的上升,植物的生长季将会缩短,因此种子的大小也会下降;Bu等(2007)也发现青藏高原东部的570种高山草地植物种子大小与海拔之间存在着极显著的负相关。而Sawada(1994)在研究不同海拔高度的车前(*Plantago asiatica*)种子大小时却发现:以减少种子数量为代价,车前种子大小会随海拔的升高而增大,许多学者也有类似发现(Mariko等, 1993; Oyama, 1993; Lord, 1994; Ayana和Bekele, 2000; Blionis和Vokou, 2002),但Holm(1994)、Kaya和Temerit(1994)、Gera等(2000)却发现种子大小随海拔上升基本没有变化。本研究分级别、分梯度地对来自中国18个省的123科853种2879份植物种子的重量组成、海拔分布格局和二者之间的相关性进行了深入研究,以期揭示种子大小在海拔梯度上的分布和变化规律,以及二者之间复杂的相关性。

1 材料与方法

1.1 实验材料

为2008–2009年采自中国18个省的123科853种2879份成熟野生植物种子或果实。种子(或果实)采集后直接放于 15°C 、15%RH干燥间中进行干燥;然后手工无损地去除果皮及种子附属结构,并用种子分离

机去除其中的空瘪和虫蛀种子,使种子净度和纯度达到100%,处理后的种子放于干燥间中以备测量。

1.1.1 种子重量数据的取得 本研究中种子重量特指单粒种子平均重量,单位为克(g)。称量方法为:每份种子每次取样50粒,5次重复,用 $d=0.1\sim 0.001\text{mg}$ 天平在 15°C 、15%RH干燥间中进行称重(根据种子实际大小选用),相对标准误差不超过10%,然后计算其单粒重。

1.1.2 种子重量级别的划分 以10倍为一个数量级,将种子重量划分为7级(10^{-6} 、 10^{-5} 、 10^{-4} 、 10^{-3} 、 10^{-2} 、 10^{-1} 、 10^0)。

1.1.3 海拔区间的划分 以500m为一区间,将采集地海拔0~5500m划分为11个区间(0~500、500~1000、1000~1500、1500~2000、2000~2500、2500~3000、3000~3500、3500~4000、4000~4500、4500~5000、5000~5500m)。

1.2 统计分析

1.2.1 种子重量与海拔的分析 为避免有偏估计,将同一物种不同居群的种子重量进行平均,取其均值为该种植物的种子重量,海拔数据同样处理;另外由于种子重量与海拔不符合正态分布,故用Spearman秩相关来分析总体上种子重量与海拔,以及各海拔区间种子重量与海拔的相关性。

1.2.2 种子重量与生活型的相关性分析 取同一物种不同居群的平均种子重量为该物种种子重量,平均海拔为该物种海拔,用Spearman秩相关分析各海拔区间内种子重量与生活型相关性。

1.2.3 同种种子重量与海拔的分析 对具有两个以上居群的747种植物种子分种进行统计,用Spearman秩相关分析种子重量与海拔的相关性。

所有统计分析均采用IBM SPSS Statistics 19和EXCEL分析软件进行。

2 结果与分析

2.1 种子重量的组成结构

此2879份野生植物种子的单粒平均种子重量(干重)为 $1.28\times 10^{-6}\text{g}$ 至5.74g,最大种子重量是最小种子重量的4484375倍,差距为7级。

这些种子重量呈连续的谱系分布,但不成正态分布。种子重量级别分布曲线呈单峰型(图1),中间级别的种子多,两端极大或极小的种子少。在7级种子中, 10^{-3} 级种子比重最大,占33.50%;其次为 10^{-4} 和 10^{-2} 级种子,三者占到总数的82.57%,是中国种子大小的主体;比重最小的是两端 10^{-6} 和 10^0 级种子,仅占总数的1.11%。

相应地,物种多样性曲线也呈单峰型。 10^{-3}

级种子的物种丰富度最大, 为 73 科 344 种, 占总科数的 59.35%, 总种数的 40.33%; 科丰富度第二的是 10^{-2} 级, 占总科数的 50.41%; 种丰富度第二的则是 10^{-4} 级, 占总种数的 37.87%; 丰富度最小的是两极 (10^{-6} 和 10^0 级) 种子, 只占总科数的 9.76% 和总种数的 2.35%。

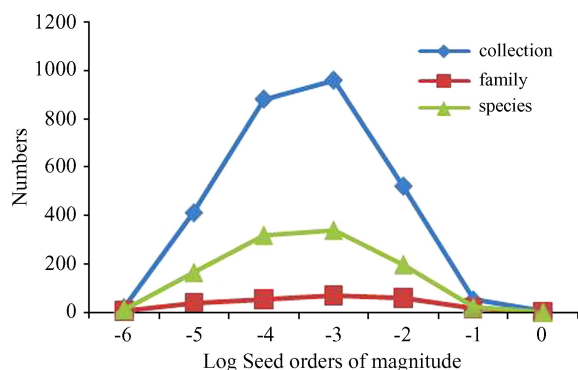


图 1 种子重量多样性与物种丰富度分布曲线

Fig. 1 Distribution of variation in seed mass and diversity

2.2 种子重量级别与海拔的关系

2.2.1 不同级别种子在海拔上的分布和变化

2 879 份野生植物种子的海拔分布范围为 0~5 174 m, 分布在 11 个海拔区间内 (500 m 为一区间)。从图 2 可看出, 在各海拔区间内, 中间级别的种子比重仍较大, 占 75% 以上; 而两端 10^{-6} 、 10^{-1} 和 10^0 的种子比重则较小, 不足 8%。

另外, 随着海拔的上升, 种子级别多样性呈显著降低 ($r = -0.804$, $P = 0.003$), 大种子 (10^{-1} 和 10^0 级) 在海拔 3 000 m 以上区域消失, 而小种子 (10^{-6} 和 10^{-5} 级) 则在海拔 4 500 m 以上区域

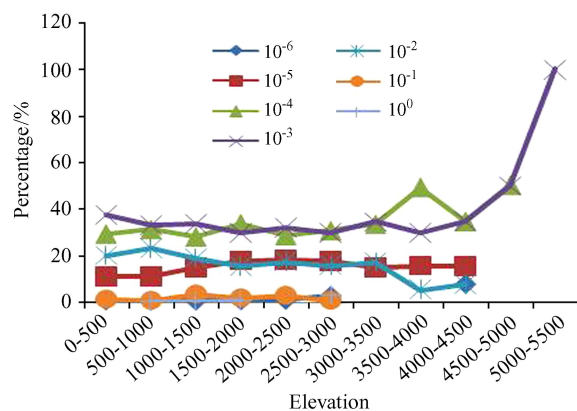


图 2 不同级别种子在各海拔区间比重

Fig. 2 Percentage of seed mass with different seed orders of magnitude at different elevation levels

消失。因此种子级别多样性总体上呈 3 个阶梯下滑: 3 000 m 以下的 5 个海拔区间内, 种子级别数为 6~7 级, 为第一阶梯; 3 000~4 500 m 的 3 个区间内, 种子级别数为 4~5 级, 为第二阶梯; 4 500~5 500 m 的 3 个区间仅具有 10^{-3} 和 10^{-4} 级种子, 为第三阶梯。随着大种子和小种子的相继消失, 中间级别 (10^{-4} 和 10^{-3} 级) 的种子比重随海拔的上升则不断增大, 在 4 500~5 000 m 区间, 10^{-4} 和 10^{-3} 级比重分别达到 50%, 而 10^{-3} 级种子比重在海拔 5 000~5 500 m 内甚至达到 100%。由此可见, 中间级别的种子生态适应性较两端的大种子和小种子强。

2.2.2 种子重量与海拔的相关性 从图 3 可看出, 种子重量总体上与海拔呈低度的负相关。但进一步分析则发现, 各级别种子与海拔的相关性不一致, 除 10^0 级种子重量与海拔呈极显著负相关外, 其余级别的种子重量与海拔都不相关 (表 1)。

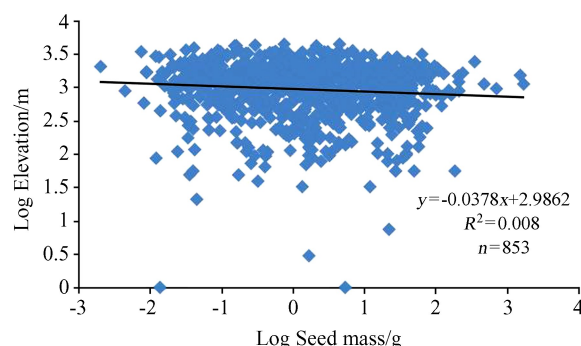


图 3 种子重量与海拔的相关性

Fig. 3 The relationship between seed mass and elevation

另外, 各海拔区间种子重量与海拔的相关性也不一致 (表 2)。11 个海拔区间, 只有 4 000~4 500 m 区间, 即高山流石滩区域内, 种子重量与海拔出现相关, 说明高山流石滩区域内的种子较其它区域易受海拔, 特别是温度的影响。

2.3 不同生活型种子重量变化及其与海拔的关系

2.3.1 不同生活型种子重量的变化

7 种生活型的平均种子重量大小顺序为: 乔木>木质藤本>灌木>攀援草本>匍匐草本>直立草本>寄生草本, 总体上随着木质化程度的增大, 种子平均重量有增大的趋势, 二者之间呈显著相关 ($r = 0.446$, $P < 0.0001$)。但生活型与种子大小的关系不是绝对的, 如直立草本的穿心薤子蕨 (*Triosteum himalayana*) 种子 (53.74~72.54 mg) 就比乔木的领春木

表 1 各级别种子重量与海拔的相关性

Table 1 Relationship between elevation and seed mass from same seed order

种子级别 Seed orders	n	种子重量 Seed mass/mg			与海拔相关性 Correlation	
		Median	Mean	SE	P	r
10 ⁻⁶	6	0.0078	0.0066	0.0011	0.658	-0.232
10 ⁻⁵	124	0.0445	0.0487	0.0022	0.067	0.164
10 ⁻⁴	246	0.3551	0.4164	0.0162	0.701	-0.024
10 ⁻³	276	2.5335	3.3765	0.1401	0.295	0.063
10 ⁻²	181	24.0726	30.8336	1.4862	0.912	0.008
10 ⁻¹	17	165.1652	218.1015	39.1234	0.333	0.250
10 ⁰	3	1621.8397	1621.8397	89.0818	<0.001	-1**

表 2 各海拔区间种子重量与海拔的相关性

Table 2 Relationship between elevation and seed mass at different elevation levels

海拔区间	n	P	r
0-500	158	0.897	0.010
500-1000	193	0.750	0.023
1000-1500	187	0.496	-0.050
1500-2000	144	0.199	-0.107
2000-2500	91	0.21	0.133
2500-3000	28	0.618	-0.099
3000-3500	30	0.961	-0.009
3500-4000	15	0.321	-0.275
4000-4500	7	0.036	0.786*

(*Euptelea pleiospermum*) 种子 (0.74 ~ 1.83 mg) 重。另外从图 4 还可看出, 各生活型植物种子都有大有小, 只是极小的种子 (10⁻⁶级) 只出现于灌木和草本植物, 而极大的种子 (10⁰级) 仅出现于乔木植物中。

另外, 最大种子比重也有随木质化程度增大而增加的趋势。直立草本、匍匐草本和寄生草本植物的最大种子比重都出现于 10⁻⁴级; 而木质藤本出现于 10⁻³级; 乔木、灌木和攀援草本植物则

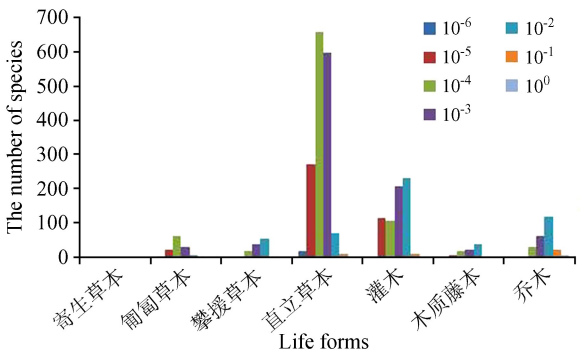


图 4 各生活型种子重量分布情况
Fig. 4 Distribution of seed mass in different life forms

出现于 10⁻²级。
此外, 种子的生活型多样性总体上随海拔的升高呈显著降低 (图 5)。2 500 m 以下 5 个区间内种子生活型为 6~7 种; 而在 2 500~4 500 m 的 4 个区间内, 只有 2~3 种。直立草本植物种子在各区间均有分布, 且比重最大, 占各区间总量的 46% 以上, 由此可见直立草本植物是抗逆性最强, 分布最广的种类。

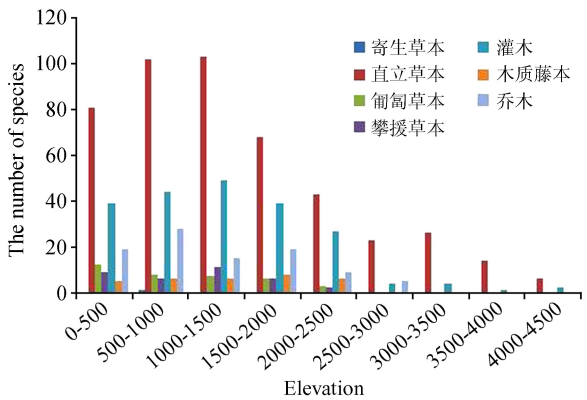


图 5 各生活型在海拔上的分布情况
Fig. 5 Distribution of seed mass of different life forms at different elevation levels

2.3.2 不同生活型种子重量与海拔的相关性 7 种生活型中, 只有灌木和匍匐草本的种子重量与海拔呈负相关, 乔木、木质藤本、攀援草本、直立草本和寄生草本种子重量则与海拔不相关 (表 3)。

2.4 物种水平上种子重量与海拔的关系

2.4.1 同种种子重量的分布和变化 在具有两个以上居群的 747 个种中, 每种植物的种子大小级别变化都只为 1 至 2 级, 大多数物种 (70.15%) 仅具 1 个级别的种子。由此可看出, 每种植物都具有特征性的种子大小。

表 3 不同生活型植物种子重量与海拔的相关性

Table 3 The correlation between elevation and seed mass for each of seven life forms

生活型	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
乔木	92	0.043	0.681
木质藤本	30	0.180	0.333
灌木	203	-0.184 **	0.008
攀援草本	32	-0.325	0.061
直立草本	462	-0.082	0.076
匍匐草本	33	-0.362 *	0.030
寄生草本	1	—	—

在具 3 个以上居群的 653 种植物中, 64.47% 的种的种子大小离散系数 CV 值在 30% 以下, 其中 42.52% 的种 CV 值为 10%~20%。另有 35.38% 的种离散系数较大, 其中有 2.76% 的种离散程度竟在 100% 以上, 这部分种中草本植物占 68.18%, 灌木占 27.27%, 木质藤本占 4.55%。

同种种子沿海拔分布的跨度为 1~5 个区间, 其中大部分物种 (95.85%) 的海拔跨度为 2~4 个区间; 占 3 个区间的种子比重最大, 为 39.09%; 只有少数种的分布区间为 5 个或 1 个, 比重分别为 2.81% 和 1.34%。

2.4.2 同种种子重量与海拔的相关性 居群数为 6~14 个的 61 种植物中, 只有 3 个种的种子重量与海拔呈极显著负相关 ($-0.8 < r < -1$, $0.002 \leq P \leq 0.005$), 1 个种呈显著负相关 ($r = -0.829$, $P = 0.042$), 1 个种呈显著正相关 ($r = 0.829$, $P = 0.042$), 其余的与海拔都不相关。

3 讨论

3.1 种子重量与海拔的关系

种子重量 (大小) 与海拔的相关性是生态学中的重要问题之一, 但目前仍存在争议, 主要有 3 种观点: 正相关、负相关和不相关。本研究对中国 123 科 853 种 2 879 份野生植物种子重量与海拔的关系进行了深入研究, 结果发现: 种子重量虽然总体上与海拔呈微弱的负相关 ($r = -0.083$), 种子重量随海拔的上升呈下降趋势, 但各级别、各生活型、各物种种子重量与海拔的相关性却不一致。在种子级别上, 只有 10^0 级种子重量与海拔呈极显著负相关, 其余级别种子的重量与海拔则不相关; 在 11 个海拔区间内, 只有 4 000~4 500 m 区间, 即高山流石滩区域内,

种子重量与海拔出现正相关, 其余区间则不相关; 7 种生活型中, 只有灌木和匍匐草本的种子重量与海拔呈负相关, 乔木、木质藤本、攀援草本、直立草本和寄生草本种子重量与海拔则不相关; 从物种水平看, 大部分物种的种子重量与海拔不相关, 只有 6.56% 的种的种子重量与海拔呈负相关, 1.64% 呈正相关。由此可见不同区域, 不同生活型和不同物种的种子重量与海拔的相关性皆不一致, 这也就是为什么 Baker (1972)、Sawada (1994) 和 Holm (1994) 等研究者得出不同结论的缘故。因此关于种子重量 (大小) 与海拔的相关性, 在实际工作中不能一概而论, 必须具体情况具体分析。

3.2 种子重量的决定因素

有学者认为种子重量 (大小) 受资源的可获得性影响, 反映了母株生活的环境 (Cavers 和 Steel, 1984; Sultan, 1996; Van, 1998; Krannitz 等, 1999; Wulff 等, 1999)。但本研究却发现: 同一物种不同居群的种子大部分 (70.15%) 仅具 1 个级别的种子, 只有 29.85% 的种具有 2 个级别的种子; 另外, 大部分物种的种子重量与海拔不相关, 只有 8.20% 的种的种子重量与海拔存在相关性, 这说明遗传是控制种子重量 (大小) 的主要原因, 每种植物在进化过程中, 都形成了特征性的种子重量 (大小), 这与 Lu 等 (2012) 和 Yan 等 (2011) 的研究结果: 种子大小是由母株遗传的小 RNA 分子控制的结论一致。但同种不同居群种子的平均重量会在该物种平均重量值附近波动, 64.47% 的种的离散系数 CV 值在 30% 以下, 另有 35.83% 的种离散系数较大, 其中有 2.76% 的种离散程度竟在 100% 以上, 这说明环境对种子重量具有一定塑造作用。由于没有一种种子是完美的, 大种子在隐蔽、干扰较强和资源贫乏的环境中, 往往比小种子具有更高的小苗定植成功率 (Gross, 1984; Wilcox, 1984; Leishman 等, 1994a; Eriksson, 1999; Moles 和 Westoby, 2004); 但小种子却比大种子能散布得更远 (Morse 和 Schmitt, 1985), 有利于种群分布范围的扩大, 从而增加该物种的生存几率。所以植物为适应环境的异质性, 采取了在一定范围内形成一系列种子大小的策略, 从而既有利于物种的生存, 又有利于种群分布范围的扩大, 这

可由其在海拔上的分布情况所证实: 98.66%的种其种子海拔跨度可达 1 000~2 500 m, 只少数种(1.34%)的为 0~500 m。

3.3 种子重量与育种学和保护生物学

此 2 879 份种子的重量分布曲线呈单峰型(图 1), 其中 10^{-4} ~ 10^{-2} 级的种子在总体上和海拔区间内比重均最大(大于 75%); 具有的物种数最多; 且种子大小与海拔不相关, 即使在海拔 4 500 m (高山流石滩) 以上, 面对严寒、强辐射、强风、激烈温度变化等严酷环境条件, 也能成功存活, 说明这部分种子可能是中国植物种子中数量与质量原则结合得最好的部分。这是因为一方面其含有的营养物质比小种子多, 故存活时间相对较长、小苗优势大; 另一方面其又比大种子小, 故易与土壤颗粒结合形成地下种子库, 较少被捕食, 加上数量多, 易传播, 故具有较强的竞争力和适应力。该结果对农业上的良种选育, 特别是抗逆性种子选育和广适应性种子选育具有一定指导意义。

大种子 (10^0 级) 的比重较小, 小于 1%; 且易受海拔(温度)的影响, 在海拔 3 000 m 以上就几乎不存在, 但具有大种子的这些物种往往都是一些具有较好经济价值的林木, 它们数量的减少, 甚至灭绝不仅关系到当地生态系统的稳定性, 还必将影响到当地居民, 特别是原住民的生活。因此林业管理部门应加强高海拔地区大种子植物的管理, 尤其在当今全球气候变暖的形势下。

此外, 据统计外来入侵种大多为直立草本(环境总局和中国科学院, 2003, 2010; 李振宇和解焱, 2002; 黄乔乔等, 2012; 林敏等, 2012)。草本种子具有如下特点: 1) 最大种子比重为 10^{-4} 级种子, 因此具有最大的环境适合度; 2) 在各海拔区间内, 所占比重最大; 3) 与海拔不相关, 具有较大的潜在分布区, 可从低海拔一直分布到 5 000 m 以上的高海拔。因此国家检验检疫机构在入关物种的审批过程中, 需特别留意草本种子植物的输入; 另外, 相关人员进行植物的引种驯化工作中, 需加强对草本种子植物的监管。

致谢 衷心感谢辛苦进行种子采集、清理与计数工作的相关人员, 感谢中国西南野生生物种质资源库为本文的撰写提供相关种子重量数据。

〔参考文献〕

- 环境总局, 中国科学院, 2003. 中国第一批外来入侵物种名单 [J]. 中华人民共和国国务院公报, **23**: 41—46
- 环境总局, 中国科学院, 2010. 中国第二批外来入侵植物及其防控措施 [J]. 杂草科学, **1**: 70—73
- 李振宇, 解焱, 2002. 中国外来入侵种 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1—211
- Ayana A, Bekele E, 2000. Geographical patterns of morphological variation in *Sorghum* (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) germplasm from Ethiopia and Eritrea: quantitative characters [J]. *Euphytica*, **115**: 91—104
- Baker HG, 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California [J]. *Ecology*, **53** (6): 997—1010
- Blate GM, Peart DR, Leighton M, 1998. Post dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a south-east Asian rainforest [J]. *Oikos*, **82**: 522—538
- Blionis GJ, Vokou D, 2002. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos (Greece) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **232**: 89—105
- Bu HY, Chen XL, Xu XL *et al.*, 2007. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau [J]. *Plant Ecology*, **191**: 127—149
- Cavers PB, Steel MG, 1984. Patterns of change in seed weight over time on individual plants [J]. *The American Naturalist*, **124**: 324—335
- David A, Coomes, Peter JG, 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **18** (6): 283—291
- Eriksson O, 1999. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis* [J]. *Acta Oecologica*, **20**: 61—66
- Gera M, Gera N, Ginwal HS, 2000. Seed trait variation in *Dalbergia sissoo* Roxb. [J]. *Seed Science and Technology*, **28**: 467—475
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R, 1988. *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species* [M]. London: Unwin-Hyman
- Gross LK, 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants [J]. *Journal of Ecology*, **72**: 369—387
- Grubb PJ, Coomes DA, Metcalfe DJ, 2005. Comment on “a brief history of seed size” [J]. *Science*, **310**: 783
- Guo Q, Rundel PW, Goedall DW, 1999. Structure of desert seed-banks-comparisons across four North American desert sites [J]. *Journal of Arid Environments*, **42**: 1—14
- Hallie J, Sims, 2011. The evolutionary diversification of seed size: using the past to understand the present [J]. *Evolution*, **66** (5): 1636—1649
- Hofmann LA, Redente EF, McEwen LC, 1995. Effects of selective

- seed predation by rodents on shortgrass establishment [J]. *Ecological Applications*, **5**: 200—208
- Holm SO, 1994. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* Coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden [J]. *Ecography*, **17**: 60—72
- Huang QQ (黄乔乔), Shen YD (沈奕德), Li XX (李晓霞) *et al.*, 2012. Research progress on the distribution and invasiveness of alien invasive plants in China [J]. *Ecology and Environmental Science* (生态环境学报), **21** (5): 977—985
- Kaya Z, Temerit A, 1994. Genetic structure of marginally located *Pinus nigra* var. *pallasiana* populations in central Turkey [J]. *Silvae Genet.*, **43**: 272—277
- Kollmann J, Coomes DA, White SM, 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites [J]. *Functional Ecology*, **12**: 683—690
- Krannitz PG, Aarssen LW, Dow JM, 1999. The effect of genetically based differences in seed size on seedling survival in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **78**: 446—450
- Leishman MR, Westoby M, 1994a. Hypotheses on seed size: testing the semi-arid flora of western New South Wales, Australia [J]. *American Naturalist*, **143**: 890—906
- Leishman MR, Westoby M, 1994b. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions—experimental evidence from semi-arid species [J]. *Journal of Ecology*, **82**: 249—258
- Leishman MR, Westoby M, Jurado E, 1995. Correlates of seed size variation—a comparison among five temperate floras [J]. *Journal of Ecology*, **83**: 517—529
- Lin M (林敏), Hao JH (郝建华), Chen GQ (陈国奇), 2012. Composition and distribution of invasive alien plants in Suzhou area [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), **21** (3): 98—104
- Lord J, 1994. Variation in *Festuca novae-zelandiae* (Hack) Cockayne germination behaviour with altitude of seed source [J]. *New Zealand Journal of Botany*, **32**: 227—235
- Lu J, Zhang CQ, David CB *et al.*, 2012. Maternal siRNAs as regulators of parental genome imbalance and gene expression in endosperm of *Arabidopsis* seeds [J]. *PNAS*, **109** (14): 5529—5534
- Mariko S, Koizumi H, Suzuki J *et al.*, 1993. Altitudinal variations in germination and growth-responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment [J]. *Ecological Research*, **8**: 27—34
- Moles AT, Falster DS, Leishman MR *et al.*, 2004. Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime [J]. *Journal of Ecology*, **92**: 384—396
- Moles AT, Ackerly DD, Tweddle JC *et al.*, 2007. Global patterns in seed size [J]. *Global Ecol.*, **16**: 109—116
- Moles AT, Westoby M, 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? [J]. *Oikos*, **106**: 193—199
- Morse DH, Schmitt J, 1985. Propagule size, dispersal ability and seedling performance in *Asclepias syriaca* [J]. *Oecologia*, **67**: 372—379
- Oyama K, 1993. Geographic differentiation among populations of *Arabis serrata* Fr. and Sav. (Brassicaceae) [J]. *Journal of Plant Research*, **106**: 15—24
- Salisbury EJ, 1942. *The Reproductive Capacity of Plants* [M]. London: G. Bell and Sons
- Sawada S, 1994. Ecotypic differentiation of dry matter production processes in relation to survivorship and reproductive potential on *Plantago asiatica* populations along climatic gradients [J]. *Functional Ecology*, **8**: 400—409
- Sultan SE, 1996. Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria* [J]. *Ecology*, **77**: 1791—1807
- Van HA, 1998. Maternal and ambient environmental effects of light on germination in *Plantago lanceolata*: correlated responses to selection on leaf length [J]. *Functional Ecology*, **12**: 825—833
- Venable DL, Brown JS, 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments [J]. *American Naturalist*, **131**: 360—384
- Westoby M, Jurado E, Leishman M, 1992. Comparative evolutionary ecology of seed sizes [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **7** (11): 368—372
- Wilcox RD, 1984. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae) [J]. *American Journal of Botany*, **71**: 1302—1307
- Wulff RD, Causin HF, Benitez O *et al.*, 1999. Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album* [J]. *Canadian Journal of Botany*, **77**: 1150—1158
- Yan S, Zou GH, Li SJ *et al.*, 2011. Seed size is determined by the combinations of the genes controlling divergent seed characteristics in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **123**: 1173—1181